BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 41 — N° 5, 1969 (1970), pp. 1069-1090.

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DES POPULATIONS DE VIPERA ASPIS (LINNAEUS, 1758) DANS L'OUEST ET LE SUD-OUEST DE LA FRANCE

Par R. DUGUY et H. SAINT GIRONS

Lors de sa description de l'espèce, Linné avait attribué à *Vipera aspis* une aire de répartition assez étendue en France : « *Habitat in Delphinatu, agroque Lugdunensi et Pictaviensi* ». Cette dernière région (le Poitou) est maintenant considérée comme *terra typica restricta* (Schwarz, 1936). Dans l'Ouest de la France, les limites de la distribution sont restées mal connues jusqu'à la fin du xixe siècle, en raison surtout des confusions spécifiques que contiennent les rares faunes locales. Par exemple, Lesson (1841) désigne la Couleuvre vipérine, *Natrix maura* (L.), sous le nom d'*Echidna aspis* Merrem et Tremeau de Rochebrune (1841) mentionne la Vipère bérus « commune » en Charente mais passe sous silence la Vipère aspic. Quant à Beltrémieux (1884), il fait figurer les deux espèces dans sa faune de Charente-Inférieure ; toutefois, l'épithète de « commune » attribuée à *Vipera berus* nous fait douter de ses déterminations. Pourtant, il eût été extrêmement intéressant de pouvoir retrouver des précisions sur les Vipères de cette région, à cette époque ; nous avons en effet la quasi-certitude que la répartition de *Vipera aspis* et *V. berus* dans l'Ouest de la France a subi des modifications depuis le siècle dernier. D'après les travaux beaucoup plus précis de Viaux-Grand-Marais (1869, 1895) sur les Serpents de la Loire-Atlantique et de la Vendée, nous savons que la Vipère bérus se trouvait alors au Sud de la Loire où elle cohabitait — en faible proportion il est vrai — avec la Vipère aspic. Au contraire, au nord de la Loire, cette dernière se rencontrait seule dans les cantons du Nord-Est de Nantes, cohabitait avec *Vipera berus* dans ceux de Blain, Moisdon et Savenay, puis disparaissait complètement pour faire place à *Vipera berus* dans le Nord du canton de Nozay.

Dans les départements du Sud-Ouest de la France, la Vipère aspic était considérée comme commune partout (Chalande, 1888), quoique de répartition irrégulière. Lapeyrère (1908) faisait remarquer sa rareté dans les Landes et Lataste (1874, 1875, 1876) précisait que, sans y être très abondante, elle était la seule espèce rencontrée en Gironde, *Vipera berus* n'existant ni dans ce département, ni en Charente. On connaissait également, à cette époque, l'existence de *Vipera aspis* dans les Pyrénées, mais la systématique des Vipères du Nord de l'Espagne n'avait pas encore été bien éclaircie, si l'on en juge par les commentaires de Lataste à la note de Sevano (1878). Les descriptions d'une nouvelle espèce, *Vipera latasti* Bosca, 1878, et d'une nouvelle sous-espèce, *Vipera berus seoanei* Lataste, 1879, allaient susciter de nouvelles recherches de faunistique. Grâce aux travaux de Bosca (1879, 1880, 1881), Tourneville (1881), Plantada (1903), Britten (1910) et Maluquer I Nicolau (1917), la répartition des différentes espèces de Vipères en bordure des Pyrénées devint mieux connue. Enfin,

des recherches plus récentes ont apporté de nouvelles données sur la systématique et la répartition des Vipères de France, entre autres celles de Boulenger (1913), Despax (1914, 1925), Gadeau de Kerville (1928), Rollinat (1934), Denis (1936), Phisalix (1940), Beck (1943), Angel (1946), Saint Girons (1952), Duguy et Saint Girons (1949), Duguy et Knoepffler (1958), Bodin et Duguy (1958), Van Bree (1961), Knoepffler (1962), Lanza (1963) et Gasc (1968).

D'après ces observations, la distribution de *Vipera aspis* dans la moitié occidentale de son aire de répartition est la suivante :

— la limite Nord se situe en Loire-Atlantique, à 45 kilomètres environ au Nord de Nantes, puis passe par le Sud des collines de Normandie et la région parisienne.

— au Sud de cette ligne, *Vipera aspis* habite la plus grande partie de la France, y compris les îles de Ré et d'Oléron. Toutefois, elle ne dépasse guère 900 m d'altitude dans le Massif Central et semble absente des landes de Gascogne proprement dites et des régions calcaires de la bordure Sud-Ouest du Massif Central (Périgord et Causses). En outre, elle est rare dans les plaines méditerranéennes (en gros la région de culture de l'Olivier) et n'atteint la mer qu'à la faveur de collines plus arrosées et plus ou moins boisées.

— la limite Sud de l'aire de répartition de *Vipera aspis* se trouve en Espagne et suit à peu près les contreforts méridionaux de la chaine des Pyrénées. En Catalogne, elle passe un peu au Sud de Barcelone et, à l'Ouest, atteint au moins Bilbao.

A la limite Nord de son aire de répartition, *Vipera aspis* cohabite avec *Vipera berus* sur une bande de quelques kilomètres seulement au Nord de Nantes, bande qui s'élargit progressivement vers l'Est, dans le Sud de la Normandie et la région parisienne. Dans le Massif Central, on trouve également les deux espèces entre 600 et 900 m d'altitude ; au-dessus, la Vipère bérus, qui atteint 1.400 m, est seule. Cette espèce a également été trouvée, en petit nombre, dans quelques localités de la Vienne, de l'Indre, du Cher, de l'Indre-et-Loire et du Loir-et-Cher. En Espagne, *Vipera aspis* cohabite, en faible proportion, avec *Vipera berus seoanei* dans la région de Saint-Sébastien-Bilbao et, sur une bande assez étroite semble-t-il, avec *Vipera latasti* en Catalogne. En réalité, dans les zones où deux espèces sont censées cohabiter, elles occupent le plus souvent des biotopes ou des localités différents, si bien qu'à un endroit précis l'une ou l'autre se trouve seule ou domine très largement. Par exemple, dans la population A (voir fig. 1), nous n'avons trouvé que trois Vipères bérus sur plus de 200 individus, la proportion s'inversant à quelques kilomètres de là. Les exigences thermiques des différentes espèces et leur conséquences sur la fécondité (bien précisées dans le cas de *V. aspis* et *V. berus*), expliquent que l'une des Vipères se trouve le plus souvent éliminée par l'autre, bien que la cohabitation soit des plus pacifiques. Nous n'avons jamais trouvé d'hybrides dans les populations mixtes de la Loire-Atlantique.

Les herpétologistes de la fin du XVIIIe et du début du XIXe siècle ne semblent pas avoir été très heureux dans leur interprétation de la description linnéenne de *Vipera aspis*. En effet, comme l'a fait remarquer Schlegel (1837), « ce sont eux qui ont embrouillé l'histoire des Vipères d'Europe, en prenant les nombreuses variétés de l'Aspic pour des espèces diverses, qu'ils ont mal à propos réunies aux espèces nominales ». C'est aussi l'avis de Duméril (1854) qui écrit

dans son Herpétologie Générale : « Il résulte de toutes ces modifications de couleur qu'il est réellement impossible, dans un si grand nombre de variétés, qui offrent des passages insensibles ou successifs de l'une à l'autre, de déterminer quelle est celle de ces prétendues espèces que l'on pourrait regarder comme le véritable type spécifique ». Dans ses Études Médicales sur les Serpents de la Loire-Atlantique et de la Vendée, Viaud-Grand-Marais (1867) a été le premier à souligner l'existence de variations géographiques. « La Vipère commune, écrit-il, a des races locales : ainsi une Vipère des Alpes ou des Pyrénées est, à première vue, distincte d'une Vipère de la Vendée ou des Deux-Sèvres. Cependant, quand on étudie les variétés que l'on a essayé d'établir, on voit que ni la coloration, ni la disposition des écailles, ne fournissent de caractères constants et qu'entre les formes qui servent de type il y a une série d'intermédiaires ». Il donne, en même temps, des exemples de variations du revêtement céphalique, tels que la présence d'un écusson frontal ou même de trois plaques syncipitales. Cette moindre segmentation des plaques céphaliques a été aussi remarquée par Lataste (1874, 1875) chez de nombreuses Vipères de Gironde. D'après Phisalix (1940), la présence, chez *Vipera aspis*, de plaques syncipitales non segmentées, correspondrait à la persistance chez l'adulte d'une phase embryonnaire.

Frappé par la diversité des livrées que l'on trouve chez les Vipères, Schreiber (1875) a tenté d'en faire une classification ; nous lui devons la description de 15 variétés de *Vipera aspis*. Vers la même époque, Tourneville (1881) a repris l'étude des Vipères du groupe *ammodytes-aspis-berus*, en établissant un remarquable tableau comparatif des caractères de *Vipera berus berus*, *V. berus seoanei*, *V. aspis*, *V. latasti* et *V. ammodytes*. Il a noté, chez *V. aspis*, la présence de trois plaques céphaliques sur des spécimens provenant de la Gironde, de l'Hérault, des Hautes-Pyrénées et des Basses-Pyrénées, mais il fait remarquer que cette disposition n'était pas une règle absolue chez les Vipères du Sud, en prenant pour exemple une Aspic des Landes (Saint-Sever) et une autre des Pyrénées-Orientales (La Massane), chez lesquelles les plaques céphaliques étaient entièrement segmentées. Outre la fréquence de cette disposition atypique des plaques syncipitales, *Vipera aspis* présente, dans le Sud-Ouest de la France, une ornementation dorsale assez particulière. Viaud-Grand-Marais (1867) avait noté la livrée « assez curieuse » d'une Vipère des environs de Barèges (Hautes-Pyrénées) et Boulenger (1913) a insisté sur cette particularité : « In specimens from South-western France and Pyrénées, rarely in some other parts of France and Italy, there is a broad dark grey or brown vertebral band ». Un tel aspect a été rencontré très fréquemment chez les Vipères du Gers par Phisalix (1939, 1940) qui, après Cesari, Bauche et Boquet (1935), a mis en évidence les propriétés particulières du venin blanc de ces populations. Par la suite, Marie Phisalix devait entreprendre une étude détaillée de la livrée des Vipères de France, sous forme de notes manuscrites restées inédites jusqu'à une date récente (Phisalix, 1968) ; elle aboutit à la conclusion que ce mode d'ornementation dorsale à large bande correspondait à une « variété pyrénéenne » de *Vipera aspis*. Enfin, Kramer (1958), après avoir comparé des Vipères du Gers et des Vipères de Suisse occidentale, a cru devoir élever les premières au rang de sous-espèce, sous le nom de *Vipera aspis zinnikeri*, en se fondant essentiellement sur le dessin dorsal particulièrement net et, à un moindre degré, sur le nombre un peu plus faible des ventrales, des sous-caudales et des intercanthales, ainsi que sur le quotient plus élevé de la longueur de la tête/la longueur du tronc.

Dans un travail déjà ancien (Duguy et Saint Girons, 1949), nous avons

montré l'existence de variations de l'écaillure céphalique chez *Vipera aspis* entre deux populations de la Loire-Atlantique. Au cours d'études ultérieures, d'orientation écologique ou histophysiologique, nous avons eu l'occasion d'examiner un grand nombre de Vipères provenant de l'Ouest et du Sud-Ouest de la France, entre la Loire-Atlantique et les Pyrénées. Les données morphologiques qui ont été notées, à titre accessoire, se sont révélées intéressantes et nous ont conduit, en les complétant par l'examen d'un certain nombre de spécimens des collections de Musées français et étrangers, à rassembler les éléments d'une étude systématique de *Vipera aspis* dans ces régions.

Matériel et méthodes

D'après leur provenance, les spécimens se répartissent en neuf groupes d'importance variable, le dernier d'entre eux étant d'ailleurs très hétérogène. La fig. 1 en indique la distribution géographique.

Groupe A : Nord de la Loire-Atlantique. Il s'agit d'une véritable population, très localisée, dans le canton de Nozay, à proximité de la limite Nord de l'aire de répartition de l'espèce.

Groupe B : Sud de la Loire-Atlantique et Nord de la Vendée. Les Vipères proviennent d'une dizaine de localités dont les conditions écologiques sont très voisines.

Groupe C : Sud de la Vendée. Les Vipères ont été capturées dans une zone assez étroite, le long des buttes calcaires qui bordent le marais poitevin au Nord (gué de Velluire).

Groupe D : La Pallice. Comme pour le groupe A, il s'agit d'une véritable population, vivant sur un espace réduit entre la mer et la ville de la Pallice, dans des conditions écologiques particulières, et séparée de l'arrière pays par l'extension récente des constructions.

Groupe E : Charente-Maritime. Plusieurs populations différentes entrent dans ce groupe : bois de Benon, à l'Est de La Rochelle, marais entre La Rochelle et Rochefort et environs de Saintes.

Groupe F : Gironde. 18 spécimens ont été récemment collectés pour les besoins de cette étude dans la zone signalée sur la carte. Les autres, étudiés dans divers Musées, proviennent de différentes localités du département.

Groupe G : pour la plupart, les Vipères ont été capturées au voisinage d'Auch, dans le Gers (G1), y compris 13 spécimens du Senkenberg-Museum (Frankfurt-am-Main). Neuf Vipères de ce Musée proviennent de l'Est du Gers et deux autres de la région de Toulouse. Le groupe G2 est composé d'animaux récemment capturés dans l'Est des Basses-Pyrénées, à 30 kilomètres au Nord-Est de Pau.

Groupe H : versant français des Pyrénées centrales. Beaucoup de spécimens proviennent d'Orédon (Massif de Néouvielle), les autres de régions voisines comprises entre 1.500 et 2.400 m. Cinq Vipères du Massif du Carlitte (H2) sont réunies à ce groupe.

Groupe I : le petit nombre de spécimens nous a obligés à traiter ensemble des animaux de provenance variée. En aucun cas, il ne s'agit de véritables populations. Les Vipères proviennent de l'extrémité sud-occidentale des Basses-Pyrénées (I1), de la région de Saint-Sébastien (I2), du versant espagnol des Pyrénées centrales (I3), de la Catalogne (I4) et de l'extrémité orientale des Pyrénées françaises (Massif du Canigou et Albères) (I4).

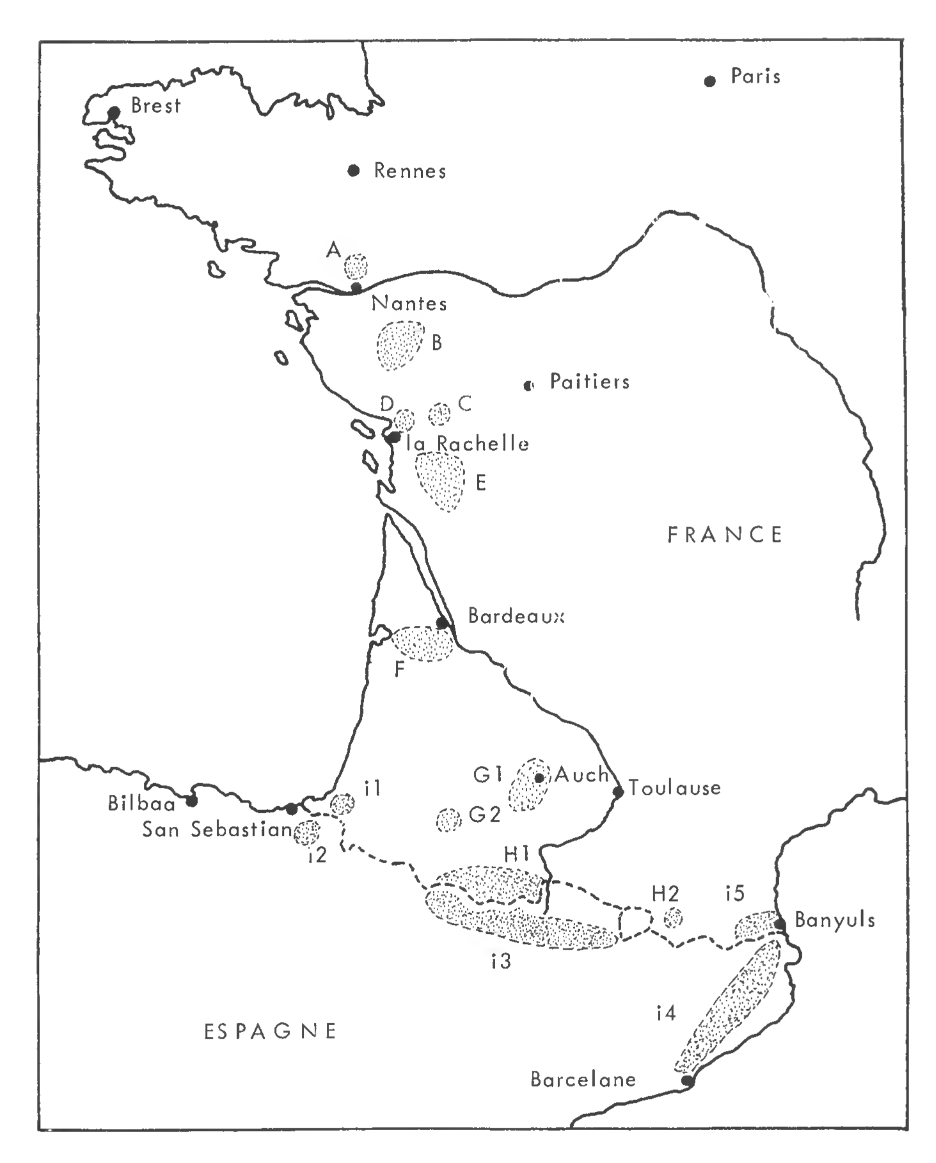


FIG. 1. — Répartition géographique des différents groupes de populations étudiés chez *Vipera aspis*.

Les comparaisons ont porté sur la longueur totale, le nombre des plaques ventrales et sous-caudales, le nombre de rangées d'écailles dorsales, la tendance à la segmentation des écailles céphaliques (d'après les plaques syncipitales, les écailles péri-oculaires et les rangées de sous-oculaires), la forme du nez, la livrée dorsale et la pigmentation du venin. Tous ces caractères n'ont pas été notés chez tous les spécimens, notamment dans les groupes A et B. Pour chaque caractère et chaque groupe, le nombre d'individus examinés figure sur le tableau ou la figure correspondants.

Nous avons eu l'occasion d'examiner la livrée de 2.500 Vipères environ et la longueur totale a été mesurée chez 1.418 spécimens adultes ou sub-adultes.

La segmentation des plaques syncipitales a été étudiée chez 776 Vipères en se fondant sur les trois formes principales définies antérieurement (Duguy et Saint Girons, 1949) et désignées par A, B et C. Il s'agit là d'une classification assez arbitraire, simple point de repère dans une série de variations progressives et non linéaires. Dans la forme A, ou typique, les plaques syncipitales sont entièrement segmentées, ou bien la frontale est réduite à un petit écusson séparé des sus-oculaires par deux rangées d'écailles au moins. La forme B correspond à une frontale en écusson, souvent un peu élargi, à laquelle sont accolées deux petites pariétales. Dans la forme C, la frontale est plus grande que précédemment et n'est séparée des sus-oculaires que par une rangée d'écailles ; les pariétales, aussi longues ou plus longues que la frontale, sont entières ou tout au plus séparées en deux transversalement (Voir pl. 1, fig. A à C).

La disposition des écailles péri-oculaires (sur 593 Vipères) tient compte du nombre des écailles entourant l'œil (sus-oculaire non comprise) et du nombre de rangées d'écailles sous-oculaires, c'est-à-dire : soit deux rangées continues (forme type), soit « une rangée et demie » lorsqu'à un seul endroit une écaille est en contact à la fois avec l'œil et avec une labiale supérieure, soit une rangée lorsque deux écailles ou plus sont en contact à la fois avec l'œil et avec la quatrième ou la cinquième labiale supérieure.

Les numérations des rangées d'écailles dorsales (au tiers antérieur du corps), des plaques ventrales (y compris l'anale) et des sous-caudales (y compris l'écaille terminale) ont été effectuées chez 705 spécimens.

Au cours des 20 dernières années, nous avons effectué des prélèvements de venin sur 2.500 Vipères environ. Malheureusement, la pigmentation du venin — venin jaune (type) ou venin blanc — n'a pas été notée systématiquement pour tous les groupes et elle est évidemment impossible à connaître chez les spécimens de collection.

Enfin, il nous a semblé intéressant d'étudier, à titre comparatif, les caractères morphologiques de *Vipera berus seoanei*, d'après 25 spécimens (dont le type et le co-type) provenant de localités variées du Nord-Ouest de l'Espagne et du Nord du Portugal.

Nous tenons à exprimer ici notre vive reconnaissance aux Directeurs des différents Laboratoires ou Musées qui nous ont livré accès à leurs collections, à Banyuls, Barcelonne, Bayonne, Bordeaux, Bruxelles, Francfort, Jaca, Londres, Madrid, Nantes, Paris, Saint-Sébastien et Toulouse. Nous remercions également tous ceux qui ont bien voulu nous aider à collecter des Vipères, et particulièrement Messieurs F. Chanudet, Assistant au Muséum de la Rochelle, P. Davant, Assistant au Laboratoire d'Arcachon, S. Séguin, de Saintes et H. Dumont, de Riscles.

Résultats

Longueur totale

Il convient de rappeler en premier lieu que les Vipères utilisées dans ce travail ont été collectées au hasard des chasses ; ces récoltes s'assimilent donc à « l'activité d'un prédateur diurne, de grande taille par rapport à sa proie et chassant à vue » (Saint Girons, 1965). De ce fait, la taille de l'animal est l'un des facteurs qui agissent directement sur la fréquence des captures, l'autre étant les différences saisonnières de l'activité entre les sexes. En d'autres termes, les spécimens étudiés ne sont pas représentatifs de la *structure* réelle des populations. Pour pallier cet inconvénient, nous n'avons tenu compte que des Vipères de plus de 40 cm qui, a priori, devraient être représentées de façon comparable dans les différents groupes.

Le nombre des Vipères examinées étant très variable selon les populations, les résultats ont été exprimés en pourcentage. La fig. 2 montre clairement que la taille est plus élevée dans le groupe C (Sud de la Vendée) et, dans l'ensemble, décroît de façon assez régulière vers le Nord et vers le Sud. La population de la Pallice (groupe D) représente visiblement un cas particulier sur lequel nous reviendrons ultérieurement. Très généralement, les plus grands spécimens sont des mâles ; pourtant, la longueur moyenne ne diffère pas de façon significative d'un sexe à l'autre. Ces données en apparence contradictoires s'expliquent par le mode de croissance des Vipères (Saint Girons, 1946).

Plaques ventrales et sous-caudales, écailles dorsales

La numération des plaques ventrales et sous-caudales (fig. 3) fait apparaître une variabilité individuelle importante et de faibles différences entre les divers groupes de *Vipera aspis* mais, contrairement à la taille par exemple, ces différences paraissent irrégulières et non significatives. Au contraire, *Vipera berus seoanei* se différencie nettement de toutes les populations de *Vipera aspis*. Notons également que le dimorphisme sexuel, très net en ce qui concerne les sous-caudales, est extrêmement faible pour les ventrales.

Le nombre de rangées d'écailles dorsales, mesuré au tiers antérieur du corps, est le plus souvent de 21 et, de ce point de vue, il n'y a pas de différence significative entre les différents groupes étudiés. La séquence des variations du nombre de rangées d'écailles dorsales, de la nuque au cloaque, n'a pas été étudiée (voir à ce sujet Kramer, 1958).

Segmentation des écailles céphaliques

Les diverses formes de segmentation des plaques syncipitales sont illustrées par les photographies de la tête de trois Vipères aspics (pl. 1, fig. A à C). La fréquence de chacun de ces trois types arbitrairement délimités figure, sous forme d'un pourcentage global pour les deux sexes, dans les 9 groupes étudiés, au tableau 1. On voit nettement sur la carte (fig. 4) où est représentée la proportion de la forme type, l'existence d'un double cline, Sud-Nord, puis Nord-Sud, centré sur les populations du Sud de la Vendée. A partir de cette région, les plaques syncipitales sont de moins en moins segmentées, aussi bien vers le Nord que vers

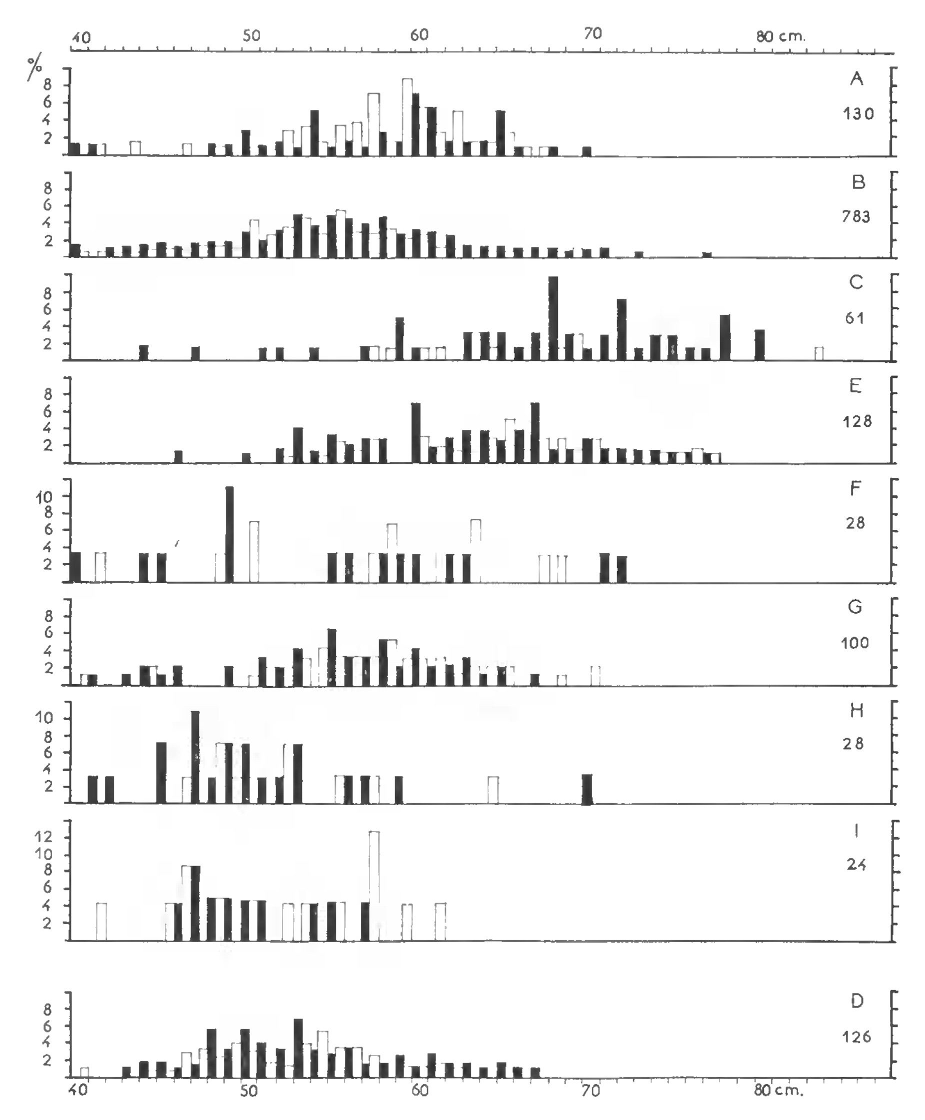


Fig. 2. — Variation de la taille des Vipères, dans les différents groupes de populations étudiés.
En abscisses : longueur totale, en centimètres.
En ordonnées : pourcentage d'individus, par rapport à l'ensemble du groupe considéré, pour chaque classe de taille de 1 cm.
Les lettres situées à droite correspondent au groupe considéré, les chiffres placés au-dessous des lettres au nombre d'individus mesurés.
Les rectangles noirs correspondent aux mâles, les rectangles clairs aux femelles.

le Sud. La fréquence de la forme C est à peu près la même en Loire-Atlantique, au voisinage de la limite Nord de l'aire de répartition de l'espèce, que dans les Pyrénées centrales françaises. Toutefois, les populations du groupe I (Pays-Basque, Pyrénées espagnoles, Catalogne et extrémité orientale des Pyrénées françaises) présentent des plaques syncipitales nettement plus segmentées que celles des Vipères des Pyrénées centrales françaises ou du Gers. De ce point de vue, elles se rapprochent plutôt des populations de la Charente-Maritime.

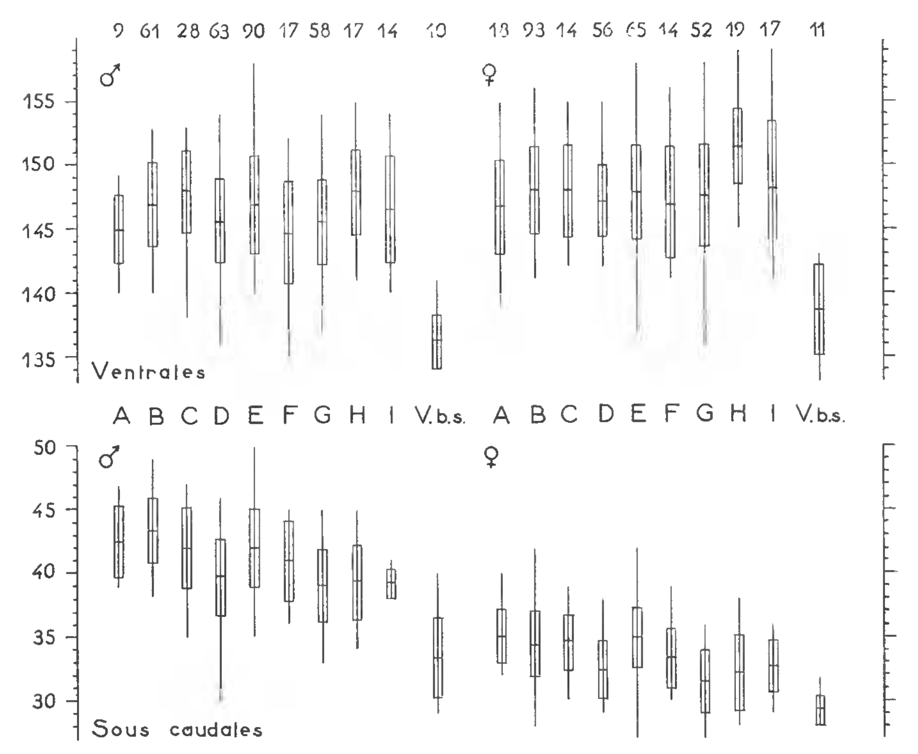


Fig. 3. — Variation du nombre des plaques ventrales et sous-caudales dans les différents groupes de populations étudiés.

En abscisses : les différents groupes, indiqués par une lettre majuscule pour *Vipera aspis* (V.b.s. = *Vipera berus seoanei*). Les chiffres placés en haut indiquent le nombre d'individus étudiés dans le groupe correspondant ; du fait de quelques mutilations, le chiffre correspondant aux sous-caudales est parfois un peu plus faible que celui qui est indiqué.

En ordonnées : nombre de ventrales (en haut) et de sous-caudales (en bas).

Le nombre des écailles péri-oculaires varie davantage d'un individu à l'autre, voire d'une face à l'autre, qu'entre les populations. Tout au plus peut-on constater une légère tendance à une diminution du nombre des écailles entourant l'œil de part et d'autre de la Vendée et de la Charente-Maritime (tableau I). Ce double cline se marque de façon beaucoup plus nette en ce qui concerne le nombre de rangées d'écailles sous-oculaires. Le pourcentage de la forme type (2 rangées), très élevé dans le Sud de la Vendée et la Charente-Maritime, s'abaisse à 68 % dans le Nord de la Loire-Atlantique et à 64 % dans les Pyrénées centrales françaises. Là encore, les différentes populations du groupe I diffèrent nettement de leurs voisines du groupe H (fig. 6 et tableau I).

Tableau I

Variations de l'écaillure céphalique chez *Vipera aspis* et *V. berus seoanei* ; entre parenthèses : nombre d'individus examinés dans chaque groupe, pour chaque caractère.

	groupes :	A	B	C	D	E	F	G	H	I	*V. berus seoanei*
plaques céphaliques		(132)	(100)	(48)	(134)	(147)	(32)	(114)	(29)	(40)	(25)
	forme A......	54 %	80 %	100 %	89 %	61,5 %	56 %	53 %	43,5 %	77,5 %	0 %
	forme B......	16	18	0	10	19,5	16	36	23	12,5	0
	forme C......	30	2	0	1	19	28	11	33,5	10	100 %
péri-oculaires (n)		(36)	(28)	(36)	(21)		(27)	(106)	(31)	(30)	(25)
	6	—	—	—	—		—	—	—	—	2 %
	7	—	—	—	—		—	—	3,2 %	—	2
	8	—	—	—	—		5,5 %	1,9 %	9,7	1,6 %	10
	9	19,4 %	8,9 %	7,0 %	4,8 %		29,8	20,8	19,3	31,8	38
	10	47,3	36	38	35,7		31.3	42	50	50	34
	11	25	34	36,6	57,1		29,8	26,8	12,9	10	14
	12	8,3	19,6	17	2,4		1,9	7,1	4,9	5	—
	13	—	1,5	1,4	—		1,7	1,4	—	1,6	—
sous-oculaires		(30)	(29)	(46)	(129)	(145)	(32)	(110)	(35)	(37)	(25)
	2 rangs......	68,5 %	72,5 %	93,5 %	100 %	98 %	91 %	78 %	57 %	71,5 %	4 %
	1 1/2........	10	26	6,5	0	0	6	21	23	27	78
	1 rang.......	21,5	1,5	0	0	2	3	1	20	1,5	18

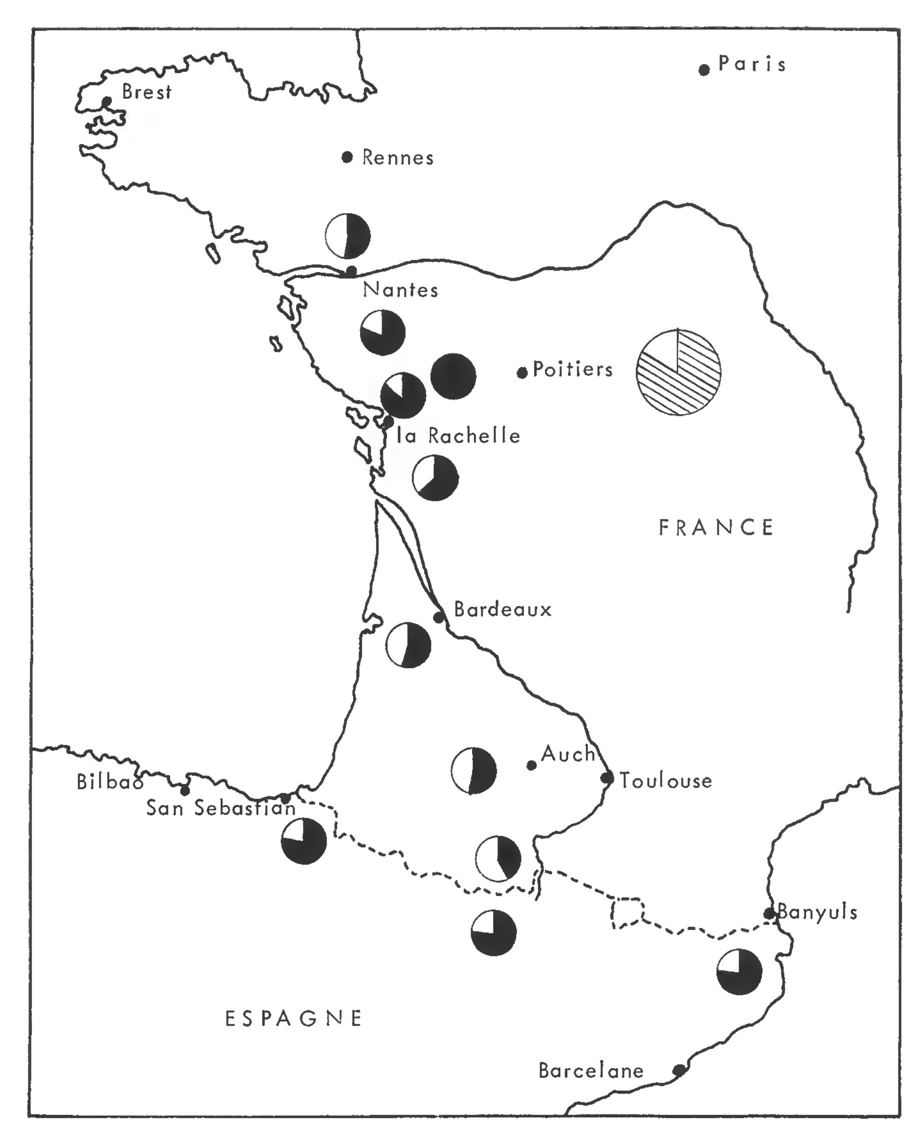


Fig. 4. — Variation de la fréquence de la forme type (entièrement segmentée ou réduite à un écusson frontal) des plaques syncipitales, dans les différents groupes de populations étudiés.
La partie noire des cercles indique, pour le groupe correspondant, le pourcentage d'individus appartenant à la forme type. Les sous-groupes G1-G2, H1-H2, i1-i2 et i4-i5 ont été réunis. Le grand cercle, en grisé, correspond à l'ensemble des individus provenant de la partie de la France située à l'Est de la ligne Poitiers-Banyuls, d'après les données bibliographiques et des observations personnelles.

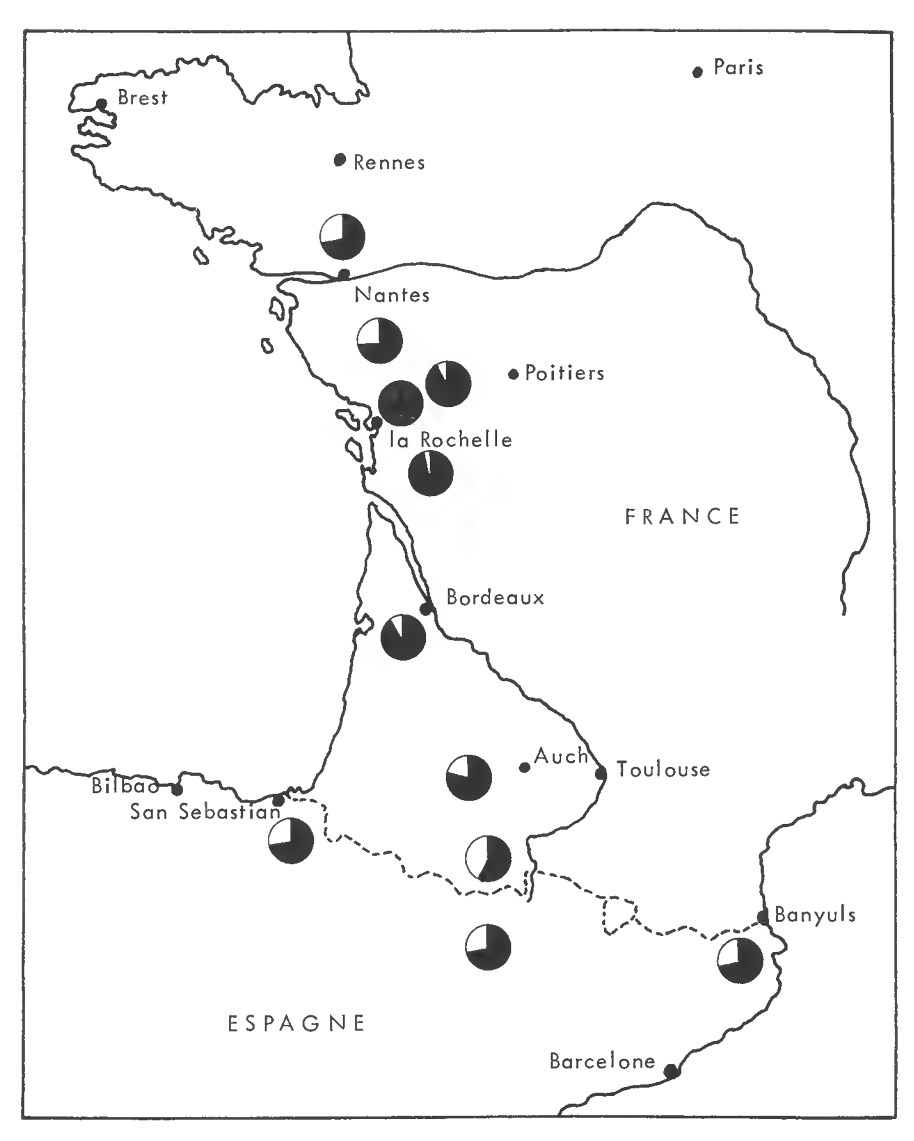


Fig. 5. — Variation de la fréquence de la forme type (2 rangées ininterrompues) d'écailles sous-oculaires, dans les différents groupes de populations étudiés.
Même légende que pour la fig. 4.

Livrée

Il n'est malheureusement pas possible de traduire en chiffres les variations de la livrée des Vipères car, plus encore que pour la segmentation des plaques syncipitales, il s'agit de différences progressives, non linéaires, portant sur la couleur de fond du tégument et la disposition, la largeur et l'intensité des teintes des marques dorsales et latérales. Les photographies (pl. I et II) illustrent mieux ces différences que toute description.

La couleur de fond du tégument varie énormément chez *Vipera aspis* où l'on peut trouver des spécimens allant du gris clair au brun, ou du jaune au rouge, sans qu'il existe de différence significative d'une population à l'autre. On doit cependant signaler que les Vipères de montagne sont généralement un peu plus foncées que les autres, phénomène bien connu chez divers Reptiles ; par ailleurs, de nombreux spécimens de Catalogne ont une livrée particulièrement pâle.

Les variations de l'ornementation dorsale sont beaucoup plus intéressantes. Comme l'a bien montré Phisalix (1968), le zigzag dorsal de *Vipera aspis* se compose d'un axe médian et de taches qui s'y accolent directement de part et d'autre. Suivant la largeur de l'axe médian, la forme des taches (barres droites, portion de cercle, triangle, etc...) et suivant qu'elles s'opposent, alternent ou se chevauchent, il se forme une ornementation qui varie au point que deux Vipères ne sont jamais parfaitement semblables ; en outre, l'aspect du dessin n'est pas le même sur les différentes parties du dos d'un individu. Le type le plus fréquent chez les Vipères du Poitou est représenté pl. I, fig. D et F ; il en est de même en Loire-Atlantique (y compris la partie Nord) et en Vendée. Cette forme d'ornementation domine également dans les populations de Charente-Maritime, mais quelques spécimens y présentent un aspect différent : le zigzag dorsal apparaît plus large, ce qui est dû à la forme des taches et plus encore à l'élargissement de l'axe central, si bien que lorsque les taches alternent il se forme une bande sinueuse continue. Un exemple extrême en est donné pl. I, fig. E. Chez les Vipères de Gironde, cet élargissement de l'axe devient plus marqué et de nombreux spécimens présentent une bande dorsale continue (pl. I, fig. G). Il en est de même dans le Gers, où presque toutes les Vipères ont une ornementation de ce type (pl. II, fig. D). Cette tendance s'accentue encore dans les Pyrénées centrales françaises, seule région où l'on puisse trouver des individus tels que ceux représentés pl. II, fig. B et C. Au contraire, les Vipères du Pays Basque, des Pyrénées espagnoles, de Catalogne et de l'extrémité orientale des Pyrénées françaises (groupe I), ont une livrée classique, la marge de variation étant assez analogue à celle que l'on rencontre en Charente-Maritime. Il convient toutefois de noter qu'en Catalogne on observe fréquemment des spécimens à taches très réduites (pl. II, fig. E) dont nous avons déjà signalé la livrée particulièrement pâle.

Dans la plupart des cas, les mâles ont été choisis comme exemple, car si la forme et la disposition des taches est la même dans les deux sexes, le zigzag dorsal des femelles est souvent moins sombre et se détache moins.

Venin

Le venin de *Vipera aspis*, habituellement coloré en jaune ambré, est parfois blanc — incolore à l'état frais — chez certains spécimens. Cette dépigmentation

s'accompagne d'une diminution de l'effet coagulant et d'une augmentation de l'action neurotoxique (CESARI, BAUCHE et BOQUET, 1935), ainsi que de la disparition du pouvoir vaccinant (PHISALIX, 1939). Le pourcentage d'individus pourvus d'un venin blanc, nul dans le nord de la Loire-Atlantique (sur 90 spécimens), de l'ordre de 1 % dans le sud de la Loire-Atlantique et en Verdée (sur plus de 2.000 spécimens), n'est encore que de 2,9 % aux environs de La Rochelle (sur 69 spécimens, d'après DETRAIT et DUGUY, 1966), mais passe à 50 % en Gironde (sur 10 spécimens) et atteint 100 % dans le Gers et les régions voisines (sur 71 spécimens). Toutefois, dans les Pyrénées centrales françaises, le pourcentage des Vipères à venin blanc retombe à 84 % (sur 19 spécimens). Nous ne possédons malheureusement aucune donnée pour les animaux du groupe I (Pays basque, versant espagnol des Pyrénées, Catalogne et extrémité orientale des Pyrénées françaises).

Vipera berus seoanei

En raison de l'extrême ressemblance qui existe entre de nombreuses Vipères aspics des Pyrénées centrales françaises et *Vipera berus seoanei* — ressemblance qui avait conduit l'un de nous (DUGUY, 1951) à une fausse détermination — il nous a semblé utile de comparer ces deux espèces. Le tableau 1 et la fig. 3 montrent que pour tous les caractères étudiés les marges de variation se recoupent largement. En ce qui concerne l'écaillure céphalique, *V. b. seoanei* pourrait représenter l'extrémité méridionale du cline mis en évidence chez *Vipera aspis*, avec toutefois un léger hiatus pour les sous-oculaires qui ne sont qu'exceptionnellement en deux rangées. En ce qui concerne les ventrales et les sous-caudales, il existe au contraire une différence nette et si les chiffres minimaux ne diffèrent guère (en partie d'ailleurs du fait d'un échantillon beaucoup plus faible), les moyennes sont plus basses de façon significative. Toutefois ces différences, d'ordre statistique, ne permettent que dans un assez petit nombre de cas (20 % dans l'échantillon étudié) de déterminer un individu avec une quasi-certitude.

La livrée de *Vipera berus seoanei* varie également dans de notables proportions, mais la plupart des spécimens ressemblent beaucoup aux Vipères aspics du versant français des Pyrénées centrales (groupe II). La couleur de fond des téguments est grise ou brune et le zigzag dorsal, large et bien marqué, tend parfois à former une simple bande sinueuse. La seule différence nette est que la bande noire qui commence en arrière de l'œil est continue jusque sur le cou chez *Vipera aspis*, alors qu'elle est le plus souvent interrompue par un bref hiatus, en arrière de la commissure labiale, chez *V. berus* (pl. II, fig. A). A l'endroit où les deux espèces cohabitent, c'est-à-dire dans la région de Saint-Sébastien-Bilbao, il ne peut, semble-t-il, y avoir de confusion due à la livrée, les Aspics ayant des marques dorsales du type normal. Nous ignorons malheureusement la couleur de l'iris de *Vipera berus seoanei*, caractère qui différencie nettement *Vipera berus berus* de *Vipera aspis*.

Le meilleur critère de distinction entre les deux espèces est représenté par la forme de l'extrémité du museau, plat ou à peine retroussé chez *V. b. seoanei*, toujours nettement retroussé chez *Vipera aspis*. Seul un spécimen de Catalogne de cette espèce (pl. II, fig. E) présente un museau plat, rappelant celui de certaines *Vipera aspis hugyi*.

Discussion

Ainsi que nous venons de le voir, la teinte de fond du tégument, le nombre des rangées de plaques ventrales et sous-caudales, ainsi que le nombre de rangées d'écailles dorsales, ne varient pas de façon significative parmi les différentes populations de *Vipera aspis* étudiées ici, malgré l'importance des variations individuelles pour les trois premiers caractères.

Au contraire, en ce qui concerne la taille, la disposition des marques dorsales, l'écaillure céphalique et la couleur du venin, il existe indiscutablement des variations progressives, selon un cline Nord-Sud partant le plus souvent de la Vendée et aboutissant au versant français des Pyrénées centrales. Toutefois, pour la couleur du venin, la tendance se renverse avant cette région, le pourcentage des individus à venin blanc étant maximal dans le Gers et diminuant un peu vers le Sud. Par ailleurs, il existe, pour la taille et l'écaillure céphalique, un cline Sud-Nord, inverse du précédent, du Sud de la Vendée au Nord de la Loire-Atlantique, ainsi qu'une anomalie évidente de la taille dans la population de la Pallice. Enfin, les différentes populations d'Espagne et des deux extrémités de la chaine des Pyrénées (groupe 1) se rapprochent singulièrement — dans la mesure où il est possible d'en juger d'après un nombre de spécimens trop faibles qui a conduit à les traiter ensemble — des Vipères de Charente-Maritime ou même de Vendée.

Chez les Serpents, comme chez tous les animaux, la taille est certes un caractère génétique, mais elle dépend également dans une large mesure des conditions écologiques (température et abondance de nourriture) et, puisque la croissance est continue, de l'âge de l'animal. Il est très difficile de faire le partage entre l'influence respective de ces différents facteurs. Apparemment, la petite taille des Vipères de la Pallice — population assez homogène mais isolée depuis quelques décennies seulement de l'arrière pays où se trouvent les plus grands spécimens de France — est due aux conditions écologiques de ce plateau exposé aux vents en bordure de mer. La légère diminution de taille vers la limite Nord de l'aire de répartition de l'espèce est sans doute également d'origine écologique, tout comme la diminution de la fécondité qui a été constatée au même endroit (Saint Girons, 1958). Il n'en est peut-être pas de même pour le cline Nord-Sud de la taille, de la Vendée aux Pyrénées, puisque les différentes populations sont soumises à des conditions extrêmement variables, et l'intervention d'un facteur génétique est très possible.

Fox (1948) a montré que la température à laquelle sont soumis les embryons au cours de leur développement pouvait exercer un effet sur l'écaillure et, notamment, augmenter le nombre des écailles ventrales (et, bien entendu, celui des côtes). Un nombre plus élevé d'écailles ventrales dans les populations méridionales est d'ailleurs un phénomène assez fréquent, bien que nullement constant, chez les Serpents. Nous avons vu que ce n'est pas le cas chez *Vipera aspis* où, si les différences individuelles sont grandes, les différences entre populations sont faibles et irrégulières. La segmentation moindre des plaques céphaliques à la limite Nord de l'aire de répartition de l'espèce pourrait être due à un facteur écologique, la plus longue durée de la gestation étant la conséquence d'une température estivale moins élevée ; nous avions d'ailleurs émis cette hypothèse il y a longtemps (Duguy et Saint Girons, 1949). Mais cette explication ne peut

être retenue en ce qui concerne la diminution progressive de la segmentation de la Vendée aux Pyrénées centrales françaises.

Les variations de la couleur de fond du tégument et la disposition des marques dorsales différencient *Vipera aspis* de tous les autres représentants du genre *Vipera*. Il est intéressant de constater que la tendance qui se manifeste selon un cline Nord-Sud très régulier, rapproche les spécimens pyrénéens des autres Vipères et en particulier de *Vipera berus seoanei*. Le même phénomène se manifeste d'ailleurs chez *Vipera aspis montechristi* et *V. a. hugyi* (Mertens, 1956 ; Bruno, 1968). Ce phénomène de convergence avait été souligné par Tourneville (1881) et Despax (1914) se demandait, à propos d'un spécimen du val d'Aran « si cette forme déjà plusieurs fois trouvée dans les Pyrénées n'est qu'une anomalie rare et individuelle ou si, plus fréquente, elle ne constituerait pas une race locale plus ou moins nettement définie, race reliant *Vipera aspis* à la forme espagnole *Vipera berus seoanei* ». Si l'on compare les Vipères des Pyrénées centrales françaises aux spécimens de la Vendée, de la Loire-Atlantique ou du Poitou, la règle des 75 % s'appliquerait à peu près, dans la mesure où il est possible d'en parler en l'absence de données numériques précises. Mais il n'en est plus de même avec les Vipères du Gers ou de Gironde.

Les variations de la composition du venin entre les différentes populations d'une même espèce constituent un phénomène bien connu et même si fréquent qu'il pose (ou devrait poser) de sérieux problèmes du point de vue de la sérothérapie antivenimeuse. Vellard (1937 *a* et *b*), par exemple, a constaté chez *Bothrops atrox* et *Crotalus terrificus* que le venin atteint son maximum d'activité et de complexité au voisinage du centre de dispersion de l'espèce, tandis que certaines de ses propriétés se développent au détriment des autres vers les confins Nord et Sud de l'aire de répartition. Dans le cas qui nous occupe, les différences (diminution de l'effet coagulant, augmentation de l'action neurotoxique et disparition du pouvoir vaccinant) sont heureusement liées à un caractère facilement repérable sur le vivant, c'est-à-dire la couleur du venin. Les variations du pourcentage d'individus à venin blanc se font suivant un cline Nord-Sud peut-être un peu moins régulier que pour d'autres caractères et qui s'inverse apparemment entre le Gers et les Pyrénées centrales françaises. Contrairement à d'autres caractères, la pigmentation du venin semble obéir à la loi du tout ou rien et il n'existe pas d'individus intermédiaires. Nous ignorons encore s'il en est de même pour sa composition et ses propriétés.

D'après un certain nombre d'observations personnelles et les données bibliographiques, il semble que dans la plus grande partie de la France et de l'Italie,

---

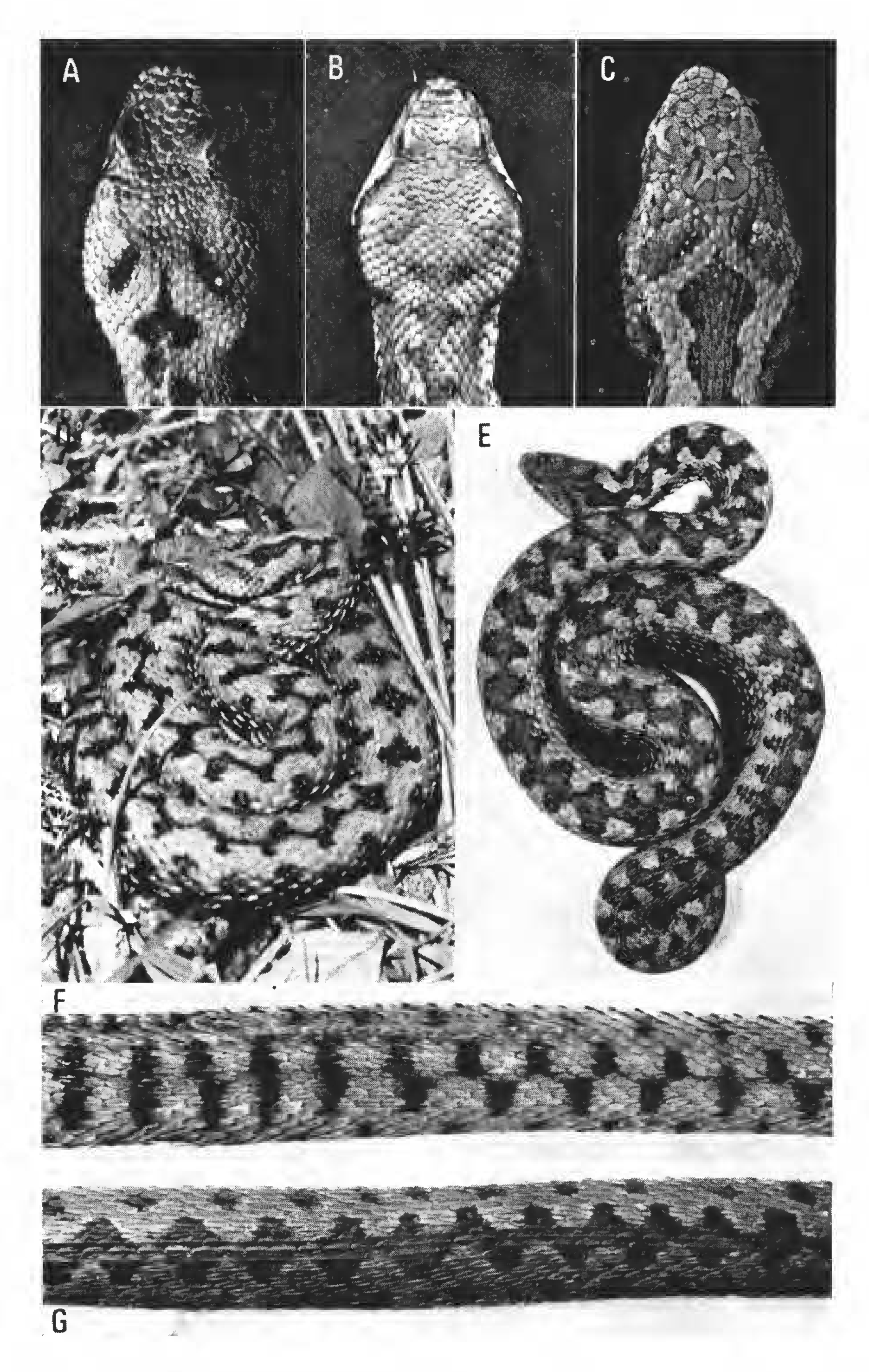
LÉGENDE DE LA PLANCHE I

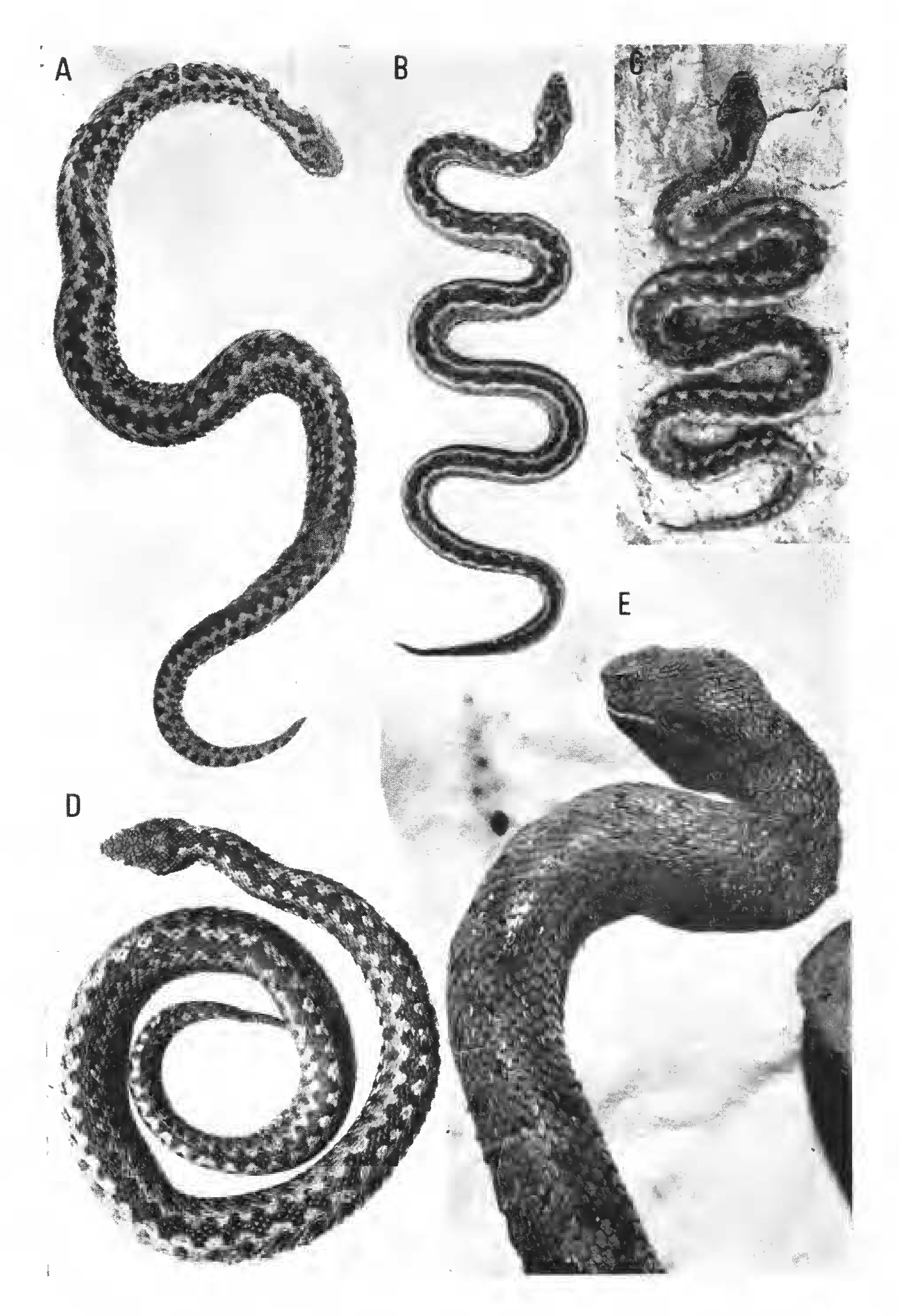
Fig. A à C. — Vue dorsale de la tête de 3 *Vipera aspis* montrant la forme A (ou type), entièrement segmentée (fig. A), la forme B, caractérisée par un écusson frontal et deux petites pariétales (fig. B) et la forme C, caractérisée par une frontale et deux pariétales entières, analogues à celles de *Vipera berus berus* (sujet et photographie du British Museum).

Fig. D. — *Vipera aspis* mâle, provenant de Vendée (groupe B) et montrant le zigzag dorsal caractéristique de l'espèce dans la plus grande partie de son aire de répartition et notamment dans les groupes A, B et C de cette étude.

Fig. E. — *Vipera aspis* mâle, provenant de Charente-Maritime (groupe E). L'élargissement de l'axe médian et des marques latérales donne un zigzag dorsal ininterrompu. L'animal représenté ici correspond à un stade extrême pour la Charente-Maritime.

Fig. F. et G. — Marques dorsales chez une Vipère de Vendée du groupe C (fig. F) et une Vipère de Gironde du groupe F (fig. G). On voit nettement les différences entre les deux types de livrée.


A
B
C
E
F
G


A
B
C
D
E

ainsi qu'en Suisse, les Vipères aspics soient morphologiquement très comparables à celles des populations voisines du Poitou et du Sud de la Vendée, c'est-à-dire à nos échantillons B et E. C'est en tout cas à peu près certain pour les Vipères de la région parisienne, de la Côte-d'Or et de toute la partie Nord du Massif Central. On est beaucoup moins bien renseigné en ce qui concerne la bordure Sud du Massif Central et les Alpes méridionales, mais les rares exemplaires examinés ne présentent pas de particularités notables.

Il existe apparemment une zone, correspondant d'ailleurs à peu près à la *terra typica restricta* et comprenant le Poitou et le Sud de la Vendée, où tous les caractères propres à *Vipera aspis* et différenciant cette espèce des autres représentants du genre, sont particulièrement marqués. A partir de cette région on observe, en tout cas dans l'Ouest de la France, une légère diminution de taille et une moindre segmentation des plaques et écailles céphaliques. Mais, contrairement à ce qui se passe ailleurs, ces caractères continuent à évoluer progressivement du Sud de la Charente-Maritime jusqu'aux Pyrénées centrales françaises, en même temps qu'apparaissent des variations clinales de la livrée et de la couleur du venin.

C'est en se basant essentiellement sur la livrée [« Es bleibt also schliesslich bloss das Zeichnungsmuster, das einen eindeutigen Sprung aufweist (ähnlich wie bei der *hugyi*-Rasse), der es aber rechtfertigt, für diese Populationen folgende Diagnose aufzustellen : »] que Kramer (1958, p. 326) a décrit la sous-espèce *Vipera aspis zinnikeri* d'après des spécimens du Gers (*terra typica*, Auch). Indiscutablement, les Vipères du Sud-Ouest de la France présentent un certain nombre de particularités qui les différencient aussi bien des animaux du Poitou ou du Massif Central que des Vipères d'Espagne. Mais certains de ces caractères (taille et, plus encore, écaillure céphalique) se retrouvent dans les populations situées à la limite Nord de l'aire de répartition de l'espèce ; et, surtout, ils apparaissent selon une variation clinale classique. Enfin, sauf en ce qui concerne le pourcentage d'individus à venin blanc, l'extrémité du cline ne se trouve pas dans le Gers, mais dans les Pyrénées françaises centrales.

Théoriquement, cet état de fait peut correspondre à une sous-espèce naissante ou, au contraire, à une population importante qui, autrefois isolée et en cours de différenciation, a retrouvé ultérieurement le contact avec les représentants de la forme typique. La seconde hypothèse nous semble la plus plausible. Dans la partie centrale des Pyrénées, les Vipères du versant français sont pratiquement isolées de celles du versant espagnol par la ligne des crêtes ; il est également

---

LÉGENDE DE LA PLANCHE II

Fig. A. — *Vipera berus seoanei* mâle, provenant de Galicie, Espagne (sujet et photographie du British Museum).

Fig. B. — *Vipera aspis* mâle, provenant du versant français des Pyrénées centrales (environs de Luchon, groupe H1). Noter l'élargissement du zigzag dorsal qui forme maintenant une bande simplement sinueuse.

Fig. C. — *Vipera aspis* femelle, capturée à peu de distance de la précédente (H1). Comme chez beaucoup de femelles, les marques dorsales sont moins sombres que chez les mâles, mais l'élargissement du zigzag dorsal n'est pas moins accentué.

Fig. D. — *Vipera aspis* mâle, provenant des environs d'Auch (Gers, groupe G1). Type de livrée caractéristique de la quasi-totalité des animaux de cette région.

Fig. E. — *Vipera aspis* femelle, provenant de Montseny (Catalogne, groupe I4). Comme chez beaucoup d'animaux de cette région, la livrée est pâle et, de part et d'autre d'un axe médian non coloré, on distingue seulement deux rangées parallèles de petites taches noires (sujet du Musée de Madrid).

assez probable que les communications latérales sont difficiles, en raison de l'orientation Nord-Sud des vallées et que l'échange des gènes se fait surtout vers le Nord, entre les landes de Gascogne et la bordure calcaire du Massif Central, les unes et les autres à peu près dépourvues de Vipères. A titre d'hypothèse de travail, on peut envisager qu'au cours de la dernière ou peut-être de l'avant-dernière glaciation, l'aire de répartition de *Vipera aspis* s'est trouvée repoussée au Sud, une population seulement subsistant en France, entre les régions froides des Pyrénées et du Massif Central. Lors de la période chaude suivante, cette population en cours de différenciation aurait recolonisé, vers le sud, le versant français des Pyrénées et, vers le Nord, une assez faible partie du territoire, jusqu'en Gironde, tandis qu'à partir de l'Italie sans doute, la forme nominale repeuplait le reste du pays, la Catalogne et le versant espagnol des Pyrénées. Encore interfécondes, ces deux formes se seraient mélangées progressivement — d'où l'existence de variations de type clinale, particulièrement nettes dans la zone d'accès facile et densément peuplée qui va de la Charente-Maritime au plateau du Lannemezan — la forme résiduelle ne restant à l'état pur (ou presque pur) que dans les Pyrénées centrales françaises. Reconnaissons toutefois que cette hypothèse implique au moins un postulat, c'est-à-dire une capacité d'expansion beaucoup plus forte de la forme type à partir de son refuge italien. De toute façon, la série des phases glaciaires et interglaciaires qui se sont succédées au Pléistocène rend vaine une tentative de reconstitution chronologique précise. Le genre *Vipera* existait déjà au Pliocène et la plupart des espèces modernes sont encore si proches les unes des autres qu'on ne peut, dans bien des cas, les distinguer d'après une tête osseuse fraîche, a fortiori des restes fossiles.

D'un point de vue taxonomique, on pourrait discuter de la nécessité d'élever au rang de sous-espèce les Vipères du Sud-Ouest de la France. En valeur absolue, leur degré de différenciation actuel est faible et, surtout, il s'agit d'une variation clinale d'ordre statistique. Cependant, le nom de *Vipera aspis zinnikeri* ayant été introduit dans la nomenclature, il est beaucoup plus simple de l'y laisser. L'inconvénient majeur est que la *terra typica* de la sous-espèce décrite par Kramer (1958) ne correspond nullement à l'extrémité du cline, mais à des populations intermédiaires. A moins d'introduire une troisième sous-espèce, ce qui serait ridicule, il faut admettre que les spécimens les plus caractéristiques de *Vipera aspis zinnikeri* se trouvent, non dans le Gers, mais sur le versant français des Pyrénées centrales, au dessus de 500 à 1.000 m d'altitude. Ils sont caractérisés par un zigzag dorsal très élargi, formant une simple bande à peine sinueuse (pl. II, fig. A et B) et par une moindre segmentation de l'écaillure céphalique, les plaques frontales et pariétales étant souvent entières et les écailles sous-oculaires disposées en une rangée ou une rangée et demie (pl. I, fig. C).

La ressemblance entre les populations de *Vipera aspis zinnikeri* du versant français des Pyrénées centrales et *Vipera berus seoanei* mérite d'être soulignée. Sauf en ce qui concerne le nombre des plaques ventrales et sous-caudales, ainsi que le museau retroussé, *V. b. seoanei* pourrait être prise pour l'extrémité du cline que nous avons mis en évidence chez *Vipera aspis* dans le Sud-Ouest de la France. Rappelons toutefois que cette ressemblance n'existe pas dans la zone relativement limitée (région de Saint-Sébastien-Bilbao) où les deux espèces cohabitent. Des formes plus ou moins intermédiaires entre *Vipera aspis* et *Vipera berus* se rencontrent également dans les Balkans, à l'autre extrémité de l'aire de distribution de *Vipera aspis* ; elles sont groupées sous le nom de *Vipera berus bosniensis*, sous-espèce aussi mal connue que mal définie. Seule une révi-

sion générale des Vipères européennes, actuellement en cours par plusieurs auteurs, permettra éventuellement de définir les rapports qui peuvent exister entre les différentes espèces et sous-cspèces.

Résumé

L'examen de nombreux spécimens de *Vipera aspis* provenant de l'Ouest et du Sud-Ouest de la France a mis en évidence, en ce qui concerne la livrée, la taille et la segmentation des plaques et écailles céphaliques, une variation de type clinale, partant du Poitou et du Sud de la Vendée et aboutissant au versant français des Pyrénées centrales. Il existe une variation analogue de la pigmentation du venin, mais dans ce cas l'extrémité méridionale du cline se situe dans le Gers. Par ailleurs, en ce qui concerne la taille et la segmentation des plaques et écailles céphaliques, on constate une variation en sens inverse de la précédente, du Sud de la Vendée jusqu'à la limite Nord de l'aire de répartition de l'espèce. La sous-espèce *Vipera aspis zinnikeri* décrite par Kramer (1958) de Gascogne (*Terra typica*: Auch, Gers), correspond à des populations intermédiaires, non à l'extrémité du cline. Il semble toutefois plus simple de ne pas modifier cette nomenclature, à condition d'admettre que les populations les plus caractéristiques de la nouvelle sous-espèce se rencontrent dans les Pyrénées centrales françaises, au-dessus de 500 à 1.000 m et non dans le Gers. Par la plupart de ses caractères, *Vipera aspis zinnikeri* se rapproche beaucoup de *Vipera berus seoanei* dont la différencient cependant le nombre plus élevé des plaques ventrales et sous-caudales, ainsi qu'un museau très nettement retroussé. Les Vipères aspics des deux extrémités de la chaine des Pyrénées, de son versant espagnol et de Catalogne ne ressemblent nullement à *Vipera aspis zinnikeri*.

BIBLIOGRAPHIE

Angel, F., 1946. — Faune de France : Reptiles et Amphibiens. Leehevalier, Paris, 204 p.

Beck, P., 1943. — Note préliminaire sur la faune herpétologique des Hautes-Pyrénées. *Bull. Sc. Soc. Acad. Hautes-Pyrénées*, pp. 48-57.

Beltrémieux, E., 1884. — Faune vivante de la Charente-inféricure. *Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-inférieure*, pp. 1-147.

Bodin, J., et R. Duguy, 1958. — Présence de *Vipera berus* en Grande-Brière. *Vie et Milieu*, **9**, pp. 248-251.

Bosca, E., 1877. — Catalogo de los reptiles y anfibios observados en Espana, Portugal, é Islas Baleares. *Ann. Soc. Espan. Hist. Nat.*, **6**, pp. 1-30.

— 1878. — Note sur une forme nouvelle ou peu eonnue de Vipère. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **3**, pp. 116-121.

— 1879. — Las viboras de Espana. *Ann. Soc. Espan. Hist. Nat.*, **8**, pp. 65-86.

— 1880. — Catalogue des reptiles et amphibiens de la péninsule ibérique et des îles Baléares. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **5**, pp. 240-287.

— 1881. — Correeiones y adiciones al catalogo de los reptiles y anfibios de Espana, Portugal y las Islas Baleares. *Ann. Soc. Espan. Hist. nat.*, **10**, pp. 1-24 ; 2 pl. h. t.

Boulenger, G. A., 1885. — Remarks on the common viper, *Vipera berus*, and on its subspeeies *Vipera seoanei. The Zoologist*, **9**, pp. 373-375.

— 1893-1896. — Catalogue of the snakes in the British Museum (Nat. hist.). British Museum (N. H.), London. 3 vol.

— 1913. — The snakes of Europe. Methuen, London, 269 p.

Bree, P. J. H. van., 1961. — Note sur les Amphibiens et Reptiles de la Massane. *Vie et Milieu*, **12**, 2.

Britten, E., 1910. — On the oceurenee of *Vipera bcrus* in the Pyrénées near San Sebastian. *Zool. London*, **14**, p. 266.

Bruno, S., 1968. — Gli Amfibi e i Rettili dell'isola di Monteeristo (Studi sulla fauna erpetologiea italiana. IX). *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat. Mem.*, B, **75**, pp. 31-71.

Cesari, E., Bauche, J., et P. Boquet, 1935. — Sur unc raee de Vipère aspie à venin blane. *C. R. Acad. Sci.*, **201**, pp. 683-684.

Chalande, J., 1888. — Faune des reptiles de la région sous-Pyrénéenne. *Bull. Soc. Sci. nat. Toulouse*, **69**.

Denis, J., 1936. — Observations sur l'altitude atteinte par les vipères dans les Pyrénées. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **69**, pp. 404-405.

Despax, R., 1914. — Note sur une vipère provenant des Pyrénées espagnoles du Val d'Aran. *Bull. Soc. Sci. nat. Toulouse*, **47**, p. 20.

— 1925. — Un nouveau eas de vipère méridionale à earactères intermédiaires entre *Vipera aspis* L. et *Vipera berus L. Ibid.*, **53**, p. 119.

Détrait, J., et R. Duguy, 1966. — Variations de toxieité du venin au eours du eycle annuel ehez *Vipera aspis* L. *Ann. Instit. Pasteur*, **111**, pp. 93-99.

Duguy, R., 1951. — Un spéeimen de *Vipera berus seoanei* (Lataste) des Pyrénées françaises. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **76**, pp. 45-46.

— et L. P. Knoepffler, 1958. — Rcptiles et batraciens des environs de Banyuls. *Vie ct Milieu*, **9**, pp. 129-131.

— et H. Saint-Girons, 1949. — Variations du revêtement eéphalique chez *Vipera aspis* dans l'ouest de la Franee. *Ibid.*, **74**, pp. 346-348.

— et — 1956. — Note sur la faune herpétologique de la région de Banyuls (Pyrénées-Orientales). *Ibid.*, **7**, pp. 413-416.

Duméril, A. M. C., 1854. — Herpétologie générale, ou histoire naturelle complète des reptiles. Paris, 9 vol.

Fox, W., 1948. — Effeet of temperature on development of seutellation in the garter snake *Thamnophis elegans atratus. Copeia*, pp. 252-262.

Gadeau de Kerville, H., 1928. — Reeherches botaniques et zoologiques effeetuées, en 1926 et 1927, dans le cirque d'Espingo et la partie supérieure du val du Port de Venasque (eanton de Bagnères-de-Luehon, Haute-Garonne). *Bull. Soc. Amis Sci. Nat. Rouen*, **7**, pp. 139-203, Pl. I-IV.

Gasc, J. P., 1968. — Morphologie des hémipénis ehez *Vipera ursinii* (Bonaparte) et diseussion biogéographique sur la répartition des espèces du genre *Vipera* en Europe oeeidentale. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris,* **40**, pp. 95-101.

— et J. Gourmain, 1968. — Les motifs dominants dans la disposition des plaques eéphaliques ehez *Vipera aspis. Ibid.*, **40**, pp. 102-107.

Knoepffler, L. P., 1962. — La faune herpétologique des Bouillouses (Pyrénées-Orientales, *Vie et Milieu*, **13**, pp. 373-376.

Kramer, E., 1958. — Eine neue Rasse der Aspisviper aus dem südwestliehen Frankreich, *Vipera aspis zinnikeri*, n. sbsp. *Vierteljahrschrift Naturforsch. Gesel. Zürich*, **103**, pp. 321-326.

Lanza, B., 1963. — Note erpetologiche sulla zona del lac Bleu du Bagnères-de-Bigorre (Hautes-Pyrénées). *Vie et Milieu*, **14**, pp. 629-639.

Lapeyrère, E., 1908. — Faune herpétologique du département des Landes. Dax. 100 p.

Lataste, F., 1874. — Note sur les vipères de la Gironde et le genre *Pelias* en particulier. *C. R. Soc. Linn. Bordeaux*, **9-11**, pp. 21-26.

— 1875. — Essai d'une faune herpétologique de la Gironde. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, **30**, pp. 195-542.

— 1876. — Catalogue des batraciens et reptiles des environs de Paris et distribution géographique des batraciens et reptiles de l'ouest de la France. *Ibid.*, **21**, pp. 5-29.

— 1879. — Diagnose d'une nouvelle vipère d'Espagne. *C. R. Soc. zool. France*, **4**, p. 132.

Lesson, R. P., 1841. — Catalogue d'une faune du département de la Charente-inférieure. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, **12**, pp. 3-64.

Linné, C., 1758. — Systema naturae. Ed. 10, p. 218.

Maluquer i Nicolau, J., 1917. — Les serps de Catalunya. *Mus. Barcinonensis Sci. nat. Op., Zool.*, **7**, 87 p. ; pl. I-VIII.

Mauduyt, M., 1844. — *Herpétologie de la Vienne.* Poitiers. Saurin, 62 p.

Mertens, R., 1956. — Die Viper von Montecristo. *Senck. biol.*, **37**, pp. 221-224.

— et H. Wermuth, 1960. — *Die* Amphibien und Reptilien Europas. Kramer, Franfurt/Main. XI + 264 p.

Millet, P. A., 1828. — Faune de Maine et Loire. Angers. 2 vol.

Phisalix, C., 1902. — Relations de parenté entre nos deux espèces indigènes de Vipères (*Vipera aspis* et *Vipera berus*). Utilité des caractères physiologiques dans la classification. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **2**, pp. 102-106.

Phisalix, M., 1924. — Variations observées dans le revêtement écailleux de la tête chez la Vipère aspic ; comparaison avec la Vipère bérus et la Couleuvre vipérine. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **30**, pp. 263-268.

— 1925. — Segmentation des plaques sus-oculaires chez la Vipère aspic. *Ibid.*, **31**, pp. 421-422.

— 1926. — Présentation de spécimens vivants de Couleuvres vipérines et de Vipères aspic pouvant être confondues. *Rev. Hist. Nat. appl.*, **7**, p. 337.

— 1939. — Le venin blanc des Vipères du département du Gers est dépourvu de pouvoir vaccinant. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **208**, p. 1252.

— 1940. — Vipères de France. Stock, Paris, 227 p.

— 1968. — La livrée des vipères de France (d'après des notes manuscrites inédites). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **40**, pp. 661-676.

Plantada, V., 1903. — Vertebrats del Vallès. *Bull. Instit. Catalana Hist. Nat.*, **22**, p. 117.

Rollinat, R., 1934. — La vie des reptiles de France centrale. Paris, 343 p.

Saint Girons, H., 1946. — Croissance, cycle annuel et mues chez *Vipera aspis*. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **71**, pp. 198-203.

— 1952. — Étude biogéographique des serpents paléarctiques. *C. R. Soc. Biogéographique*, **250**, pp. 50-67.

— 1952. — Écologie et éthologie des vipères de France. *Ann. Sci. nat., Zool.*, 11e sér., **14**, pp. 263-343.

— 1957. — Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* dans l'Ouest de la France. *Bull. Biol*, **91**, pp. 284-350.

— 1958. — Croissance et fécondité de *Vipera aspis* L. *Vie et Milieu*, **8**, pp. 265-286.

— 1965. — Les critères d'âge chez les reptiles et leurs applications à l'étude de la structure des populations sauvages. *Terre et Vie*, pp. 341-360.

Schreiber, E., 1875. — Herpetologia Europea. Braunschweig, 639 p.

Schwartz, E., 1936. — Die Europaischen und Mediterranean otern und ihre Gifte. Berungwerksmitt, Margheirlahn, 262 p.

Sevano. 1878. — Les reptiles de la Galicie. *Rev. internat. Sci.*, **1**, pp. 693-697.

Tourneville, A., 1881. — Étude sur les Vipères du groupe Ammodytes-Aspis-Berus. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **6**, pp. 38-72 ; 1 pl.

Trémeau de Rochebrune, A., 1841. — Catalogue d'une partie des animaux vivant dans le département de la Charente. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, **12**, pp. 211-252.

Vellard, J., 1937, a. — Variations géographiques du venin de *Bothrops atrox* L. *C· R. Acad. Sci., Paris*, **204**, pp. 369-1371.

— 1937, b. — Variations géographiques du venin du serpent à sonnettes sud-américain *Crotalus terrificus* Laur. *Ibid.*, **204**, pp. 1679-1681.

Viaud-Grand-Marais, A., 1867. — Études médicales sur les serpents de la Loire-inférieure et de la Vendée. Nantes, 260 p.

— 1895. — Sur les vipères et en particulier sur *Vipera berus*. *Bull. Soc. Sci. nat. ouest France*, **5**, p. 38.